Collected papers

Othenio Abel

COLLECTED ESSAYS
of
O. Abel.
1908-1918

VORTRÄGE
des
Vereines zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien.
48. Jahrgang. — Heft 14.

Die Anpassungsformen der Wirbeltiere an das Meeresleben.

Vortrag, gehalten den 19. Februar 1908

von

Prof. Dr. O. Abel.

(Mit 6 Abbildungen im Texte.)

Wien, 1908.

Selbstverlag des Vereines zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse.

Druck von Adolf Holzhausen in Wien.

Meine Damen und Herren!

Es steht heute bereits außerhalb jeder Diskussion, daß die Tierwelt der Gegenwart das Produkt von sehr langen Entwicklungsprozessen ist und daß sich überhaupt alle Organismen aus niedersten Anfängen zu ihrer freilich sehr verschiedenen Höhe emporgearbeitet haben. Viele Stämme sind auf einer sehr tiefen Entwicklungsstufe stehengeblieben, andere haben es ein wenig weiter gebracht, andere haben eine außerordentlich Höhe der Spezialisation erreicht. Die Tatsache, daß wir eine große Menge von Formen durch die Schichten der Erdrinde bis hinab zu den ältesten fossilführenden Formationen nahezu unverändert verfolgen können, zeigt uns, daß solche Formen in geologischem Sinne sehr alt sind und daß sie sich seit uralten Zeiten nicht mehr wesentlich verändert haben. Hingegen lehrt uns die Geschichte anderer Gruppen, daß sie sich nicht mit der schon in sehr frühen Zeiten der Erdgeschichte erreichten Entwicklungshöhe zufrieden gegeben, sondern immer weiter entwickelt und immer höhere Stufen der Spezialisation erstiegen haben.

Daß die Organismen derartige Entwicklungsprozesse durchgemacht haben, ist eine gesicherte und

nicht mehr zur Diskussion stehende Erkenntnis, die wir den vereinten Bemühungen der Biologen des vergangenen Jahrhunderts verdanken. Dagegen ist noch keineswegs in allen Punkten aufgeklärt, wie die Entwicklung der einzelnen Stämme vor sich gegangen ist und welche Faktoren die treibenden Ursachen der Entwicklung aus niederen zu höheren Formen gewesen sind und sind. Die überwiegende Mehrzahl der Naturforscher vertritt den Standpunkt, daß die Reize der Umwelt auf die Umformung der Organismen einen entscheidenden Einfluß ausüben und daß die „direkte Bewirkung" die Hauptrolle bei der Entstehung neuer Formen spielt, wenn auch nicht in allen Fällen. Keinesfalls vermag die „Selektion durch natürliche Zuchtwahl" neue Formen zu schaffen; sie merzt aus, aber schafft nichts Neues. Darwin hat die Wirkungen des Gebrauches und des Nichtgebrauches von Organen anfänglich unterschätzt, hat aber, wie aus der von ihm redigierten letzten Auflage der „Entstehung der Arten" mit zweifelloser Deutlichkeit hervorgeht, der direkten Wirkung äußerer Bedingungen bei der Entstehung von Anpassungen eine entscheidende Bedeutung zuerkannt. Da die Werke Darwins zwar häufig zitiert, aber heute selten gelesen zu werden pflegen, so wird Darwin immer als der Vertreter der ultradarwinistischen Selektionstheorie angesehen, der er gar nicht gewesen ist. Er selbst hat sich im Schlußkapitel seiner „Entstehung der Arten" energisch gegen eine solche Umdeutung seiner Auffassung gewehrt und

die Überzeugung ausgesprochen, daß die zähe Kraft beständiger falscher Darstellung glücklicherweise nicht lange anzuhalten pflegt; aber die falsche Lehrmeinung, daß Darwin alle Umformungen der Organismen durch Selektion erklären wollte, wird noch immer zu verbreiten gesucht, obwohl er ausdrücklich die Entstehung der Anpassungen von der Selektion ausgenommen hat und infolgedessen in unserem heutigen Sinne eigentlich als „Lamarckist" und nicht als „Darwinist" anzusehen wäre.

Durch welche Vorgänge die Reize der Umwelt auf die Organismem einwirken und die uns als „Abänderungen" erscheinenden Veränderungen im Vergleiche mit der Ausgangsform auslösen, ist allerdings noch eine offene Frage. Sind sie einmal vorhanden, dann vermag die Selektion einzusetzen, die das Überleben der tauglichen Individuen begünstigt, während die untauglichen zugrunde gehen. Moderne Kriege sind von diesem Standpunkte aus freilich nicht als selektive Vorgänge, d. h. in einem für die Erhaltung der Art günstigen Sinne zu bewerten.

Wenn wir unter „Anpassungen" nur die Reaktionen der Organismen auf die Reize der Außenwelt verstehen, so fällt eine Anzahl von Abänderungen, die im Vergleiche zu den reizbedingten Abänderungen nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen, außerhalb des Kreises der Anpassungen. Hierher mögen gewisse, spontan auftretende Abänderungen zu rechnen sein, die mitunter, wie dies z. B. bei monströsen Bildungen der Fall ist, in sexueller Hinsicht als Erkennungs-

zeichen der Geschlechter sekundär von Bedeutung werden und dann nicht nur durch Vererbung gefestigt, sondern auch durch natürliche Züchtung weiter gesteigert werden können. Derartige Abänderungen gehören aber nicht unter den Begriff der „Anpassungen“ und unterliegen in ihren Steigerungen anderen Gesetzen als die Reaktionen der Organismen auf die mechanischen, thermischen, chemischen, optischen und anderen Reize der Umwelt.

Man hat früher gemeint, daß alle Reaktionen der Organismen auf die Reize der Umwelt in einem für sie günstigen Sinne erfolgen und erfolgt sind, das heißt, daß alle Anpassungen an die Lebensweise für die Erhaltung der Art unbedingt günstig seien. Diese Annahme würde die Voraussetzung haben, daß der Organismus nie in ungünstigem, sondern stets in günstigem Sinne auf die Reize der Umwelt reagiert. Bei lebenden Formen ist der Nachweis, daß eine Anpassung für den Fortbestand der Art ungünstig ist, schwer zu erbringen. Dagegen läßt sich an verschiedenen Beispielen aus dem Bereiche der fossilen Wirbeltiere, z. B. bei den Huftieren oder Fleischfressern zeigen, daß der Organismus sehr häufig in einer Form reagiert hat, daß die Lösung des dem Organismus gestellten mechanischen Problems, wenn der Ausdruck erlaubt ist, als verunglückt zu bezeichnen ist. Vielfach scheint es, daß derartige von den Organismen eingeschlagene Anpassungswege schon nach kurzer Zeit zum Erlöschen einer solchen Gruppe geführt haben, während

andere noch einen längeren Zeitraum hindurch den derart angepaßten Formen das Leben gestatteten. Die vergleichenden Untersuchungen über das Gebiß der fossilen und rezenten Carnivoren zeigen sehr klar, daß zu verschiedenen Malen von diesem Stamme der Säugetiere der Versuch unternommen worden ist, das Gebiß zu einem möglichst kräftig und ökonomisch wirkenden Brechscherenapparat umzuformen, daß aber erst nach mehreren mißglückten Versuchen, wofür die erloschenen Stämme der Hyaenodontiden und der Oxyaeniden Zeugnis ablegen, in der bei den heute lebenden Raubtieren erreichten Gebißtype die glücklichste Lösung des Problems gefunden wurde. Derartige, entweder schon nach kurzer oder erst nach längerer Zeit als unvorteilhaft erwiesene Anpassungen, also doch jedenfalls Reaktionen der Organismen auf äußere Reize, habe ich seinerzeit (1907) mit dem Ausdrucke „fehlgeschlagene Anpassungen“ bezeichnet[1]) und später die Bezeichnung in „fehlgeschlagene Anpassungsrichtungen“ abgeändert.[2]) Vielleicht wäre der Ausdruck verständlicher, wenn er durch die Benennung als „verfehlte“ Anpassungen ersetzt werden würde.[3]) Im

[1]) O. Abel: Aufgaben und Ziele der Paläozoologie. — Verhandl. d. k. k. Zool.-bot. Ges. in Wien, LVII. Bd., 1907, p. (77).

[2]) O. Abel: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 643.

[3]) O. Abel: Verfehlte Anpassungen bei fossilen Wirbeltieren. — Festschrift für J. W. Spengel: Zool. Jahrb., Suppl. XV, 1. Bd., 1912, p. 597.

wesentlichen muß ich an der Fassung dieses Begriffes unbedingt festhalten. Er bringt uns zum Bewußtsein, daß die Organismen nicht blindlings in einem für sie ausschließlich günstigen Sinne auf die Reize der Umwelt reagieren, sondern daß diese Reaktionen mitunter auch sehr ungünstig ausfallen und zum Aussterben der betreffenden Reihe führen können, die einen solchen unglücklichen Weg eingeschlagen hat und dabei in eine nach kurzer Zeit endende Sackgasse gelangt ist.

Es hat aber zweifellos auch viele Formen und Formengruppen gegeben, die nach Erreichung einer gewissen Entwicklungshöhe das Reaktionsvermögen auf äußere Reize gänzlich eingebüßt haben und infolgedessen bei einer auch geringfügigen Änderung der Lebensbedingungen erloschen sind. Es hat auch Gruppen gegeben, die nur sehr schwerfällig und langsam reagiert haben. Andere wieder haben scheinbar sehr rasch, ja man kann sagen, fast stürmisch reagiert. Wieder andere Stammesreihen haben sich zu gewissen Zeiten schnell, zu anderen wieder langsam weiterentwickelt und es lassen sich auch Fälle nachweisen, in denen sich das Anpassungstempo während der Phylogenie des Stammes wiederholt geändert hat.

Man sollte meinen, daß diese Erkenntnisse seit dem Ausbaue der Paläozoologie zu einem sehr wichtigen Wege der phylogenetischen Forschung derart ausgereift sind, daß sie nicht mehr als Arbeitshypothesen, sondern als ein Teil unseres gesicherten wissenschaftlichen Besitzstandes anzusehen wären. Das ist

aber merkwürdigerweise nicht der Fall; unter den Paläozoologen bestehen noch immer weitgehende Meinungsverschiedenheiten über das Entwicklungstempo der verschiedenen Tierstämme. Diese Divergenzen scheinen mir nicht so sehr darin begründet, daß die beobachteten Tatsachen verschiedene Deutungen zulassen, sondern daß hier bei der Synthese nicht immer folgerichtig vorgegangen worden ist. Wir werden an einzelnen Beispielen zu zeigen versuchen, daß die aus ihnen abzuleitenden Schlußfolgerungen durchaus eindeutig und nur bisher nicht allgemein in ihrer Bedeutung für die Frage nach dem Entwicklungstempo der Tierstämme erfaßt worden sind. Nur so ist es zu verstehen, daß der eine Autor, wie L. Dollo,[1]) entschieden dafür eintritt, daß die phylogenetische Entwicklung ruckweise erfolgt, wie er sagt, „diskontinuierlich" verläuft, während andere, wie H. G. Stehlin,[2]) die Auffassung von einer ruckweisen Entwicklung energisch bekämpfen und für eine durchaus allmähliche, sacht verlaufende Stammesentwicklung eintreten. Ebenso bekämpft Stehlin die Anschauung O. Jaekels[3]) von einer zu Zeiten erfolgten „explosiven" Stammesentwicklung

---

[1]) L. Dollo: Les Lois de l'Évolution. — Bull. Soc. Belge de Géologie etc., T. VII, Bruxelles 1893, p. 164—166.

[2]) H. G. Stehlin: Über die Säugetiere der schweizerischen Bohnerzformation. — Verhandl. d. Schweizer. Naturf. Ges. in Basel, 1910, p. 23 (d. S.-A.).

[3]) O. Jaekel: Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. — Jena, bei G. Fischer, 1902.

und nimmt eine ruhige, gleichmäßige Stammesentwicklung an, in der nur gewisse Abschnitte eine größere „Entwicklungsintensität“ aufweisen; Stehlin hält jedoch die Bezeichnung „explosiv“ für derartige Perioden der Geschichte eines Stammes geradezu für eine maßlose Übertreibung.

Auch der hervorragende amerikanische Paläozoologe W. D. Matthew[1]) vertritt die Anschauung, daß das Entwicklungstempo der Säugetierstämme in der Tertiärzeit und Quartärzeit ein so ruhiges und gleichmäßiges gewesen ist, daß durch eine ziffermäßig in Rechnung gestellte Vergleichung der morphologischen Unterschiede z. B. bei den einzelnen aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen der berühmten Stammesreihe der Pferde geradezu ein Zeitmaß für die einzelnen Abteilungen der Tertiär- und Quartärformation gewonnen werden könnte. Gegen diese Versuche, die chronologisch nachweisbaren Veränderungen im Skelett- und Zahnbaue der Equiden als Grundlage einer geologischen Zeitmessung zu verwerten, habe ich mich schon an anderer Stelle ausgesprochen.[2]) Es erscheint mir aber notwendig, einmal klar auseinanderzusetzen, was

---

[1]) W. D. Matthew: Time Ratios in the Evolution of Mammalian Phyla. A. Contribution to the Problem of the Age of the Earth. — Science, N. S., Vol. 40, 1914, p. 232—235.

[2]) O. Abel: Über neuere Versuche einer Zeitmessung in der Erdgeschichte. — Die Naturwissenschaften, IV. Jahrgang, Berlin 1916, 48. Heft, p. 725—731.

wir heute über das Entwicklungstempo der Wirbeltierstämme, die wir ja in phylogenetischer Hinsicht am genauesten erforscht haben, zu sagen vermögen.

Als erstes Beispiel für unsere Besprechungen wähle ich die berühmte Dipneustenreihe.[1])

Die drei lebenden Gattungen der Lungenfische oder Dipneusten (*Neoceratodus* in Ostaustralien, *Protopterus* in Afrika und *Lepidosiren* in Südamerika) lassen sich durch ihre fossilen Vorstufen bis in das untere Unterdevon hinab verfolgen. Im unteren Teile des alten roten Sandsteins, des „Old Red“ der schottischen Geologen, tritt der erste bisher bekannte Lungenfisch auf. Er besitzt noch zwei getrennte Rückenflossen und eine freie Afterflosse *(Dipterus Valenciennesii)* und wird im oberen Unterdevon von seinem Nachkommen *(Dipterus macropterus)* abgelöst, der, wie schon in der Namengebung zum Ausdrucke gebracht erscheint, die hintere Rückenflosse beträchtlich, die Afterflosse aber in geringerem Maße vergrößert zeigt. Dieses Wachstum der hinteren Rückenflosse ist bei *Scaumenacia curta* aus dem unteren Oberdevon noch weiter gesteigert, so daß sie beinahe mit der Schwanzflosse (Terminalflosse) vereinigt erscheint; die Verschmelzung der beiden Rückenflossen untereinander und mit der Terminalflosse erfolgt aber

---

[1]) L. Dollo: Sur la Phylogénie des Dipneustes. — Bull. Soc. Belge de Géologie, Pal., Hydrol., T. IX, 1895. Mémoires, p. 79—128, X pl.

erst bei *Phaneropleuron Andersoni* im oberen Oberdevon, wobei jedoch die Afterflosse noch frei bleibt. Bei der karbonischen Gattung *Uronemus* ist aber, wie das Bild von *Uronemus lobatus* beweist, auch die Afterflosse in den großen medianen Hautflossensaum einbezogen und damit ist im wesentlichen, wenigstens was den Flossenbau und die Flossenform anbelangt, der Typus *Ceratodus* oder *Neoceratodus* erreicht, der zum erstenmal in der Triasformation auftritt. Von dieser Zeit an hat sich der *Ceratodus*-Typus nur ganz unwesentlich verändert, wie aus dem Vergleiche der aus der alpinen Trias von Lunz in Niederösterreich bekannten Reste mit dem lebenden *Neoceratodus* mit voller Sicherheit hervorgeht.

Wir haben also hier einen Fall, der uns eine stetige Entwicklung und Umformung des Dipneustentyps vom unteren Unterdevon angefangen durch das ganze Paläozoikum bis zur Trias zeigt, während von da an die stammesgeschichtliche Entwicklung der Lungenfische förmlich stehengeblieben zu sein scheint.

Diese Ungleichheit in der stammesgeschichtlichen Entwicklung während des Paläozoikums und der ganzen seither verflossenen Zeit bis zur Gegenwart drängt zur Annahme, daß die Entwicklung der Lungenfische mit dem Beginne der mesozoischen Epoche so gut wie abgeschlossen war. Einer Zeit der Umformung des Dipneustentyps von *Dipterus Valenciennesii* angefangen bis zu *Uronemus lobatus* folgt eine förmliche Stagnation der Entwicklung. Derartige mehr oder weniger

abrupte Abschlüsse von Entwicklungsprozessen sind ja von vorneherein anzunehmen gewesen, seitdem man zu der Erkenntnis gelangt war, daß die verschiedenen lebenden Arten des Tierreiches ganz verschiedene Stufen der Entwicklung des ganzen Stammbaumes repräsentieren. Wichtig ist indessen die nur auf paläontologischem Wege beweisbare Tatsache, daß einzelne Stämme, wie z. B. die Dipneusten, sich lange Zeit hindurch, in unserem Falle vom unteren Unterdevon bis zum Karbon, stetig und ruhig entwickelt haben und daß dann scheinbar plötzlich die stammesgeschichtliche Entwicklung mit der Erreichung des *Ceratodus*-Typs aufhörte.

Derartige genau studierte Fälle wie die Geschichte der Lungenfische sind für die Lösung der Frage nach den treibenden Ursachen der stammesgeschichtlichen Entwicklung von sehr großer Bedeutung. Die Tatsache, daß der *Ceratodus*-Typus die ungeheuren Zeiträume von der Triasformation an bis zur Gegenwart ohne durchgreifende Veränderungen überdauert hat, muß uns klar machen, daß es sich in *Ceratodus* und *Neoceratodus* um einen Typus handelt, der an die von ihm bewohnte Umwelt in allen wesentlichen Punkten seiner Gesamtorganisation so vollkommen angepaßt ist, daß er imstande war, Millionen von Jahren hindurch in nahezu unveränderter Gestalt und Organisation auszudauern. Freilich müssen wir auch annehmen, daß sich die Verhältnisse, wie sie sich im heutigen Lebensraume des australischen *Neoceratodus* finden, seit uralten

Zeiten nicht geändert haben. Das gilt für alle sogenannten „persistenten“ Typen, wie z. B. für die Reptiliengattung *Hatteria* in Neuseeland oder für die Tapire des indomalaiischen Archipels oder für die verschiedenen, schon seit sehr langer Zeit zu Flußbewohnern gewordenen Fischgattungen *Polypterus*, *Calamoichthys*, *Lepidosteus*, *Acipenser*, sowie für zahlreiche andere Gattungen, die in Gestalt von „lebenden Fossilien“ an geschützten Stellen die Stürme der Erdgeschichte überdauert haben und Zeugnis dafür ablegen, daß an einzelnen Punkten der Erdoberfläche noch dieselben Verhältnisse von Klima, Vegetation usw. vorliegen, wie sie vor uralten Zeiten bestanden haben. In manchen Fällen mögen die persistenten Typen noch an Ort und Stelle ihres einstigen Vorkommens in früheren erdgeschichtlichen Perioden leben, an anderen sind sie wahrscheinlich nur als Flüchtlinge in jene Lebensräume anzusehen, in denen die jetzigen Verhältnisse denen ihres ehemaligen Wohnortes und Verbreitungsgebietes am ähnlichsten sind.

Die Entwicklungsreihe der Dipneusten lehrt uns also, daß wir in dieser Gruppe einen Stamm zu erblicken haben, der sich von dem Vorfahrentypus der Quastenflosser oder Crossopterygier während des Paläozoikums langsam bis zum Typus *Ceratodus-Neoceratodus* entwickelt hat und dann seit der Trias auf dieser Stufe stehen geblieben ist. Wir erfahren aber aus diesem Beispiele eigentlich nichts über das Tempo der Entwicklung. Wir können bis jetzt kein Urteil

darüber abgeben, ob sich diese Entwicklung schneller oder langsamer vollzogen hat, da wir über die absolute Länge der Zeiträume des Paläozoikums nichts wissen. Um feststellen zu können, ob sich die einzelnen Stämme bei Annahme einer bestimmten Lebensweise schnell oder langsam entwickelt haben, müssen wir mehrere nebeneinander laufende Entwicklungsreihen miteinander vergleichen. Nur daraus können wir zu zwingenden Schlüssen über das Entwicklungstempo gelangen und feststellen, ob die Entwicklung gleichmäßig und stetig oder ungleichmäßig und sprungweise vor sich geht, und können gleichzeitig vielleicht zu einem Aufschlusse darüber gelangen, welche Ursachen die Schnelligkeit der Entwicklung in den verschiedenen Stämmen bedingen.

Eine der am besten bekannten Entwicklungsreihen der Wirbeltiere ist die Stammesreihe der Pferde,[1]) die

---

[1]) Die Stufenreihe (nicht „Ahnenreihe"!) der Equiden ist zuerst von O. C. Marsh auf Grundlage der Funde alttertiärer Pferde im Alttertiär Nordamerikas aufgestellt worden. Die ersten Funde *(Protohippus parvulus)* erfolgten im Jahre 1868; in den Jahren 1870—1874 wurden zur Aufsammlung fossiler Pferdereste größere Expeditionen entsendet, deren Ausgrabungen im Museum der Yale University zu New Haven aufbewahrt werden. Die ersten Mitteilungen über die mehrzehigen, kleinen Vorfahren der Pferde erregten gewaltiges Aufsehen. Später sind diese Funde durch weitere Aufsammlungen sehr vervollständigt worden. Eine umfassende Monographie der Alttertiärpferde Nordamerikas ist bis heute noch nicht erschienen; kleinere

von gewissen Gegnern der Entwicklungslehre spöttisch das „Paradepferd der Paläontologie" genannt zu werden pflegt. Obwohl wir seit der Ermittlung der Grundzüge des Verlaufes der Spezialisationen des Pferdestammes eine große Reihe anderer und vielleicht interessanterer Stammesreihen ermitteln konnten, so ist doch die „Pferdereihe" noch immer aus dem Grunde für phylogenetische Betrachtungen wertvoll, weil die Veränderungen des Skelettes und der Zähne der Equiden, die sie im Laufe der Tertiärzeit und Quartärzeit erfahren haben, geradezu in die Augen springen und auch für den Laien ohne weitere Vorkenntnisse überzeugend sind.

Die Spezialisationen der Equiden im Laufe ihrer Stammesgeschichte betreffen vor allem die Reduktion der Seitenfinger und Seitenzehen. Wir können diesen Reduktionsprozeß schrittweise verfolgen; wir sehen, wie zuerst die erste Zehe und der erste Finger verloren geht, wie bald darauf die fünfte Zehe und der fünfte

Mitteilungen über sie liegen jedoch in großer Zahl vor. Die von O. C. Marsh zusammengestellte „Pferdereihe" ist in sehr viele Lehrbücher übergegangen. Die hier abgebildete Reihe wurde vom Vortragenden im Jahre 1911 zusammengestellt und in der „Paläobiologie der Wirbeltiere" 1912 veröffentlicht. In dieser Zusammenstellung sind zum Teil neuere Abbildungen (von *Pliohippus pernix* und *Neohipparion Whitneyi*) nach R. S. Lull (The Evolution of the Horse Family. — Guide No 1, Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven; Am. Journal of Science XXIII, March 1907, p. 161) benutzt worden.

Finger folgten und sich auf diese Weise eine dreizehige Hinterextremität und eine dreifingerige Hand herausbildet. Dann werden auch die sogenannten „Seitenzehen“, also zweiter und vierter Zehenstrahl, beziehungsweise Fingerstrahl rudimentär, bis schließlich nur eine einzige funktionelle Laufzehe und ein einziger Lauffinger in Hand und Fuß übrigbleiben und die rudimentären Metapodialknochen des zweiten und des vierten Finger- und Zehenstrahles nur mehr als „Griffelbeine“ zur Verstärkung des funktionellen, dritten Metapodiums verwendet werden. Gleichzeitig verfällt auch im Unterarm die Elle (Ulna) und im Unterschenkel das Wadenbein (Fibula) der Reduktion.

Die Ursachen, welche diese Reduktion der Zehen und Finger unter Herausbildung eines einzigen funktionellen Zehenstrahles als Träger der Extremität bewirkt haben, sind leicht zu verstehen: es sind Anpassungen an das Laufen auf hartem Steppenboden, ebenso wie sich die Herausbildung der Gliedmaßentypen der Artiodaktylen oder Paarhufer in dem Typus der Gazellen, Antilopen usw. als eine Anpassung an das Laufen in Grassteppen oder Savannen darstellt.

Diese Veränderungen des Gliedmaßenskelettes der Equiden sind, wie es scheint, durchaus gleichmäßig und ohne große Sprünge erfolgt. Es geht jedoch nicht an, in bestimmter Form zu behaupten, daß das Entwicklungstempo des Equidenstammes so gleichmäßig und stetig erfolgt sei, daß man aus dem Betrage der Abweichungen zwischen zwei in ihrem geologischen Alter

genau fixierten Gattungen oder Arten ein Zeitmaß für die Dauer der Herausbildung der einzelnen Entwicklungsstufen der Pferdereihe gewinnen könnte.[1]) Es ist immerhin möglich, daß gewisse Veränderungen etwas rascher, andere etwas langsamer vor sich gegangen sind. Aus der Pferdereihe allein können solche Schlußfolgerungen freilich nicht abgeleitet werden; wir werden, um zu einem Urteil in dieser Frage gelangen zu können, andere Entwicklungsreihen zum Vergleiche heranziehen müssen, deren Spezialisationen in dieselbe geologische Zeit wie die des Pferdestammes fallen.

[1]) W. D. Matthew kommt in seiner Studie „The Time Ratios in the Evolution of Mammalian Phyla, A Contribution to the Problem of the Age of the Earth" (Science, N. S., Vol. XL, No. 1024, 1914, p. 232—235) zur Aufstellung folgender Reihe, in der die Unterschiede der Spezialisationsstufen der aufeinanderfolgenden Equidengattung ziffernmäßig in Rechnung gestellt sind:

Stammesreihe des Pferdes:	Relativer Wert der morphologischen Differenzen der jüngeren von der älteren Art, bezw. Gattung:	Geologisches Alter:
Equus caballus, etc. .	1	Holozän
Equus Scotti, etc. . .	10	Plistozän
Hipparion	10	Pliozän
Merychippus	15	Obermiozän
Parahippus	5	Untermiozän
Miohippus	5	Oberoligozän
Mesohippus	15	Unteroligozän
Epihippus	10	Obereozän
Orohippus	10	Mitteleozän
Eohippus	Stammform	Untereozän

Solche Reihen, deren Veränderungen wir nunmehr in Vergleich mit der Pferdereihe stellen wollen, sind die Stammesreihen der Wale und der Sirenen.

Die Entwicklung dieser Stämme fällt zu ihrem größten Teile in die Tertiärformation; seit dem Beginne der Quartärzeit kann die Geschichte dieser Gruppen in den wesentlichen Zügen als abgeschlossen betrachtet werden. Es liegt also hier derselbe Fall wie bei den Equiden vor, deren Entwicklung mit dem Beginne der Eiszeit in den wichtigsten Zügen abgeschlossen ist. Wir wollen nunmehr untersuchen, ob und inwieweit die stufenweisen Steigerungen der Spezialisationen in allen diesen Stämmen zeitlich zusammenfallen.

Die äußeren Lebensbedingungen sind sowohl für die Wale wie für die Seekühe seit dem Momente gleich geblieben, in dem ihre Ahnen das Landleben mit dem Meeresleben vertauscht haben. Die Wale stammen, wie heute feststeht, von Landraubtieren ab, die Seekühe von landbewohnenden Huftieren, und zwar ist die Stammgruppe der Sirenen in der Nähe der Rüsseltiere zu suchen, mit denen sie noch heute durch viele verwandtschaftliche Züge enge verknüpft erscheinen. Die Seekühe sind eine überaus konservative Gruppe; seit dem mittleren Eozän, aus welcher Zeit die ersten fossilen Seekühe bekannt sind, haben sie ihren Aufenthaltsort an seichten Meeresküsten oder Flüssen mit reicher Vegetation von Wasserpflanzen, die ihre ausschließliche Nahrung bilden, nicht geändert; ebenso ist ihre schwerfällige Bewegungsart seit dem mittleren

Eozän bis heute dieselbe geblieben; es sind somit keine äußeren Reize der Umwelt nachzuweisen, die bei einem Wechsel der Lebensweise eine durchgreifende Umformung der Organisation hätten bewirken können.

Mit dieser konservativen Haltung der Sirenen steht das außerordentlich langsame und gleichmäßige Entwicklungstempo dieses Stammes in Zusammenhang. Dieses langsame Tempo der Entwicklung ermöglicht es uns, eine geschlossene Ahnenkette von der mitteleozänen Gattung *Eotherium* über die etwas jüngere Gattung *Prototherium*, die obereozäne Gattung *Eosiren*, die oligozäne Gattung *Halitherium*, die miozäne Gattung *Metaxytherium* bis zur pliozänen Gattung *Felsinotherium* zu verfolgen, mit welcher die Ahnenreihe der Halitheriinen erlischt.[1]) Wenn auch zwischen der mitteleozänen Gattung *Eotherium* und der pliozänen Gattung *Felsinotherium* große Unterschiede im Skelettbaue nachweisbar sind, so sind doch anderseits diese Unterschiede durch allmähliche Übergänge auf das engste verknüpft. Die Gegensätze zwischen diesen beiden Gattungen sind aber keinesfalls so groß als zwischen dem mitteleozänen Equiden *Orohippus* und der Gattung *Equus*, so daß wir daraus den Schluß ziehen dürfen,

[1]) O. Abel: Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. — Abhandlungen der k. k. Geol. Reichsanstalt in Wien, XIX. Bd., 1904, p. 1—223. — Die eocänen Sirenen der Mittelmeerregion. Erster Teil: Der Schädel von *Eotherium aegyptiacum*. Palaeontographica, LIX. Bd., Stuttgart 1912, p. 289.

daß die Entwicklung der Sirenen viel langsamer vor sich gegangen ist als die der Pferde in derselben Zeit der Erdgeschichte.

Die Geschichte der Wale oder Cetaceen ist dagegen in anderem Tempo verlaufen. Auch bei dieser Gruppe tritt uns die älteste Form im Mitteleozän Ägyptens entgegen, *Protocetus atavus*[1]) in der unteren Mokattamstufe von Kairo, an derselben Fundstelle, die uns auch die ältesten Sirenen geliefert hat. Während sich aber die Sirenen in Aufenthaltsort, Bewegungsart und Nahrungsweise außerordentlich konservativ erweisen, haben die Wale in allen diesen Lebensäußerungen weitgehende Veränderungen durchgemacht. Ursprünglich waren sie ebenso wie die ältesten Seekühe Küstenbewohner, aber sie waren keine Pflanzenfresser, sondern schon damals, wie aus ihrem Gebisse klar hervorgeht, Raubtiere, die mit ihren scharfen und großen Zähnen unter ihren Opfern furchtbar aufgeräumt haben müssen. In der Gegenwart läßt sich vielleicht nur der überaus gefräßige Schwertwal, *Orca gladiator*, diesen sarcophagen Räubern der älteren Eozänzeit an die Seite stellen. Ist doch einmal ein 7·5 m langer Schwertwal erlegt worden, in dessen ersten Magenabteilung nicht weniger als dreizehn Braunfische *(Phocaena communis)* und fünfzehn Seehunde lagen, von denen alle mit Aus-

---

[1]) O. Fraas: Neue Zeuglodonten aus dem unteren Mitteleozän vom Mokattam bei Kairo. — Geol. und Paläont. Abhandl., N. F., Bd. VI (G. R. Bd. X), Jena 1904, p. 199.

nahme eines zerbissenen Seehundes von dem Räuber ganz verschluckt worden waren.

Das Leben im Meere brachte es wohl mit sich, daß bei zunehmender Schwimmfähigkeit die Wale zur Fischnahrung übergingen. Diese Veränderung der Nahrungsweise führte zu einer Umformung des Gebisses; die Zähne erfuhren eine erhebliche Vermehrung und verloren die noch bei den eozänen Walen zu beobachtenden Formunterschiede mehr und mehr, da es für einen Fischräuber, der die Beute unzerkaut verschluckt, in erster Linie von Vorteil ist, ein aus zahlreichen Zähnen bestehendes Gebiß zu besitzen, und der durch die Funktion bedingte Unterschied zwischen den vorderen Greifzähnen und den hinteren Backenzähnen in Wegfall kommt. So bildet sich das Gebiß der miozänen „Haizahnwale“ oder Squalodontiden heraus und aus diesem wieder das aus sehr zahlreichen, aber einspitzigen und kegelförmigen Zähnen bestehende Gebiß der Acrodelphiden.

Aber die Wale sind bei dieser Nahrungsweise nicht stehen geblieben. Die großen Massen von Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten, namentlich die Hochseeformen, die in der Tertiärzeit wohl ebenso häufig gewesen sein dürften wie heute, lockten zum Übergange von der reinen Fischnahrung zur Cephalopodennahrung, der „teuthophagen“ Nahrungsweise. Bei der Aufnahme weichkörperiger Nahrung, wie sie die schalenlosen Cephalopoden darstellen, ist ein aus zahlreichen Fangzähnen bestehendes Gebiß überflüssig.

So sehen wir, wie bei den aus den Haizahnwalen hervorgegangenen Physeteriden und bei den gleichfalls dieser Gruppe entsprungenen Ziphiiden die Zähne rudimentär werden und schließlich entweder nur im Unterkiefer übrig bleiben wie bei den lebenden Physeteriden oder bei den Ziphiiden bis auf ein oder zwei Zahnpaare, die nur noch als Waffen in Paarungskämpfen verwendet werden, gänzlich verloren gehen.

Die Wale haben auch noch eine weitere Nahrungsweise angenommen. Die große Gruppe der Bartenwale oder Mystacoceten umfaßt nur wenige fischfressende Arten wie den Finwal *(Balaenoptera physalus)* und den Zwergwal *(Balaenoptera rostrata)*; die Hauptmasse der Bartenwalarten ernährt sich von sehr kleinen Planktontieren, namentlich von kleinen Crustaceen, von denen einmal im Magen eines erlegten Blauwals *(Balaenoptera musculus)* nicht weniger als 1200 Liter gefunden worden sind.

Die Stammesgeschichte der Wale ist mit Ausnahme der noch immer dunklen Vorgeschichte der echten Delphine in den Hauptzügen geklärt, seitdem uns ein glücklicher Fund eines Übergangsgliedes zwischen Urwalen und Bartenwalen im Oberoligozän von Linz in Oberösterreich auch über die Frage der Herkunft der Bartenwale von den Urwalen oder Archaeoceten Licht gebracht hat *(Patriocetus Ehrlichi)*.

Im Vergleiche zu der Geschichte der Seekühe während der Tertiärzeit zeigt sich aber bei den Walen ein bedeutender Unterschied. Gerade in die Zeit einer

sehr ruhigen Entwicklungsperiode des Sirenenstammes im Miozän fällt die Abzweigung der Physeteriden und der Ziphiiden von den Haizahnwalen oder Squalodontiden. Die reichen Funde aus den miozänen Meeresablagerungen des Festungsgürtels von Antwerpen, die ich in den Jahren 1900—1910 bearbeiten konnte,[1]) zeigen, unterstützt durch weitere Funde im Miozän Nordamerikas und Südamerikas, daß die Abzweigung und Selbständigwerdung der Physeteriden und Ziphiiden geradezu stürmisch erfolgte. Im Obermiozän von Antwerpen liegen alle Bindeglieder zwischen den Squalodontiden und dem schon damals fast fertigen Pottwaltypus *(Physeter)* in einer und derselben Schichte begraben. Von Gattung zu Gattung, von Art zu Art können wir die Reduktion des Physeteridengebisses an diesem vortrefflichen und in wissenschaftlicher Hinsicht außerordentlich wertvollen Material verfolgen. Dann aber tritt mit dem Beginne der Pliozänzeit nach Ausbildung des Physetertyps eine auffallende Ruhepause in der Stammesentwicklung der Physeteriden ein. Genau dieselbe Erscheinung zeigen uns aber auch die Ziphiiden, deren Abzweigung von den Squalodontiden in dieselbe Zeit wie die Entstehung der Physeteriden fällt. Auch in dieser Gruppe ist aber die Stammesentwicklung schon mit dem Beginne der Pliozänzeit so gut wie

---

[1]) O. Abel: Les Odontocètes du Boldérien (Miocène supérieur) d'Anvers. — Mémoires Musée Roy. d'Hist. Nat. de Belgique, III, 1905.

abgeschlossen; wir finden schon im Obermiozän von Antwerpen die lebende Gattung *Mesoplodon* vor.

Würden wir, wie dies W. D. Matthew für die Equiden versucht hat, aus der Summe der morphologischen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Gattungen auf die Länge der geologischen Zeiträume unter der Voraussetzung schließen wollen, daß die Stammesentwicklung stetig und gleichmäßig verläuft, so würden wir zu der falschen Schlußfolgerung gelangen, daß der durch die obermiozänen Pectunculussande von Antwerpen bezeichnete geologische Zeitraum, der nur dem oberen Miozän entspricht, außerordentlich lang gewesen sein müßte. Es wäre dies aber derselbe Zeitraum, in dem sich einerseits die Stammesentwicklung der Equiden und auch die der Sirenen überaus langsam und stetig vollzogen hat. Schon dieses Beispiel zeigt uns also mit voller Klarheit, daß die morphologischen Veränderungen einer einzelnen Gruppe keinen Maßstab für die Länge der geologischen Zeiträume bilden dürfen, weil die Stammesentwicklung in verschiedenen Gruppen unter einem sehr ungleichen Tempo verlaufen ist.

Noch klarer wird uns dies werden, wenn wir die Entstehung der Bartenwale[1]) näher betrachten. Die früher erwähnte Übergangsform zwischen Urwalen und Bartenwalen, *Patriocetus Ehrlichi*, aus den Übergangs-

[1]) O. Abel: Die Vorfahren der Bartenwale. — Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl., XC. Bd., Wien 1913, p. 155—224, 12 Taf., 20 Textfig.

schichten zwischen dem Oligozän und Miozän von Linz, füllt die Lücke zwischen den Archaeoceten und Mystacoceten vollständig aus. Heute, nach der Entdeckung dieses interessanten und wertvollen Übergangsgliedes, muß man wohl darüber staunen, daß die engen Beziehungen zwischen den Urwalen und den Bartenwalen so lange verborgen bleiben konnten. Wir alle hatten angenommen, daß die so ungemein hoch und einseitig spezialisierten Bartenwale für ihre Stammesentwicklung eine große Zahl von Vorstufen und eine lange geologische Zeit für ihre Entstehung aus primitiveren Walen notwendig gehabt haben. Hier lag der Beweis vor, daß der Übergang relativ rasch vor sich gegangen und die Entstehung der Bartenwale auf geradezu ‚stürmische Weise erfolgt sein muß.

Schon im Untermiozän treten uns in den sich um die Gattung *Cetotherium* gruppierenden Bartenwalen Gattungen entgegen, die sich in den Hauptzügen als echte Bartenwale, d. h. gänzlich zahnlose Formen mit allen Hauptmerkmalen der heute lebenden Bartenwale erweisen. Im Obermiozän erscheint die Stammesentwicklung der Bartenwale in den Hauptzügen ebenso abgeschlossen wie die Stammesgeschichte der Physeteriden und der Ziphiiden. Auch hier sehen wir also einen förmlichen Sprung in der Entwicklung, der sich in einer relativ kurzen Zeitspanne der Erdgeschichte abspielt, gefolgt von einer relativ langen Periode ruhiger und gleichmäßiger Entwicklung vom Pliozän angefangen bis zur Gegenwart.

Wenn wir den Ursachen der abrupten Umformung und Herausbildung dieser neuen Gruppen nachzuspüren versuchen, so sehen wir, daß es wohl nur der Wechsel der Nahrungsweise gewesen sein kann, der zu diesen raschen Neubildungen von Stammesreihen geführt hat. Im Falle der Bartenwale ist es der Übergang von der Ichthyophagie und Sarkophagie zur Planktonophagie, bei den Physeteriden der Übergang von der Ichthyophagie zur Teuthophagie. Dies läßt uns die Vermutung aussprechen, daß überall dort, wo in der Geschichte der Tierstämme aus irgendwelchen Gründen ein Wechsel der Nahrungsweise eintrat, eine derartig stürmische Entwicklung eingesetzt haben muß. Und was für die Nahrungsweise gilt, wird in derselben Weise auch für einen Wechsel der Bewegungsart oder des Aufenthaltsortes gelten müssen. Das ist ja wohl auch der Hauptgrund dafür, warum wir nur in so wenigen Fällen über die Anschlüsse großer und zu hervorragender Bedeutung gelangter Tiergruppen genauer unterrichtet sind.

Ich habe zur Erörterung der Frage nach dem Entwicklungstempo der Wirbeltierstämme absichtlich die beiden Gruppen der Wale und Sirenen gewählt. Dies habe ich nicht allein aus dem Grunde getan, weil ich selbst über beide Gruppen eingehende stammesgeschichtliche Studien angestellt habe, die sich auf einen Zeitraum von fast zwanzig Jahren erstrecken, und weil ich mich daher auf beiden Gebieten sozusagen zu Hause fühle, sondern weil es sich sowohl bei den Sirenen

wie bei den Walen um Stämme handelt, die sich seit dem Momente des Wechsels des Landlebens mit dem Wasserleben in einer Lebensregion aufhalten, die nur wenig von Störungen beeinflußt ist, und ihre Stammesgeschichte dadurch von Veränderungen des Klimas, der Vegetation etc., kurz aller jener Faktoren, die einen so gewaltigen Einfluß auf die Stammesentwicklung und Umformung der Landtiere ausüben, verhältnismäßig frei geblieben ist. Wir konnten bei den Walen zeigen, daß nur der Wechsel der Ernährungsweise einen durchgreifenden Einfluß auf die Spezialisation des Gebisses gehabt hat, während sich ja die Anpassungen an das Leben im Meere bei den Walen als Freischwimmern der Hochsee in steten Bahnen vollzogen. Bei den Seekühen fällt der Wechsel der Nahrungsweise weg, da sie auch in dieser Hinsicht als eine überaus konservative Gruppe zu betrachten sind. Aus diesem Grunde weist auch die Stammesgeschichte der Sirenen keine derartigen Sprünge auf wie die Stammesgeschichte der Wale.

Daß aber auch bei gleichbleibenden oder verhältnismäßig gleichbleibenden Lebensbedingungen die Umformungen der Organismen infolge Anpassung an die Umwelt nicht immer in demselben Tempo verlaufen, zeigt der Vergleich zwischen den Sirenen und den Pferden. Die Anpassungen der Equiden an das Leben in Grassteppen sind allem Anscheine nach viel intensiver als die Umformung und Stammesentwicklung der Seekühe vor sich gegangen.

Auch bei den Pferden scheinen übrigens die Anpassungen an die Lebensweise durchaus nicht in gleichmäßigem und stetem Tempo erfolgt zu sein. Die erste Zeit in der Geschichte des Pferdestammes scheint von sehr rasch erfolgten Veränderungen des Gliedmaßenskelettes bezeichnet zu werden. Dann tritt eine Periode ruhiger Entwicklung ein, die in der Gegenwart einem Stillstande Platz gemacht zu haben scheint.

Der Wechsel der Lebensweise, der bei den verschiedenen Tierstämmen, wie die paläobiologischen Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt haben, im Laufe der Stammesgeschichte des Tierreiches so häufig eingetreten ist, war entweder ein freiwilliger oder ein unfreiwilliger. Freiwillig war dieser Wechsel wahrscheinlich bei den Walen; aber viel häufiger ist wohl der unfreiwillige Wechsel der Lebensweise, der infolge klimatischer Veränderungen, dem Wechsel des Klimas, der Nahrungstiere durch Aussterben derselben u. dgl., kurz durch einen Wechsel der Reize der Umwelt eintritt. Hier kommen mechanische, optische, thermische, chemische, biologische und andere Reize in Frage. Tritt ein solcher Wechsel der äußeren Lebensverhältnisse ein, so bleibt ja den Organismen, wenn sie nicht bei starrem Festhalten an ihrer Organisation dem Aussterben verfallen wollen, nichts anderes übrig, als entweder nach solchen Lebensgebieten auszuwandern, wo sie die altgewohnten Lebensbedingungen wiederfinden, oder sich an die neuen Verhältnisse anzupassen. Je schneller die als Reaktion auf die Reize der Umwelt

aufzufassende „Anpassung" erfolgt, desto eher wird der betreffende Organismus Aussicht haben, unter den geänderten Verhältnissen weiterleben zu können. Solche Anpassungsperioden an neue Lebensbedingungen sind daher wohl in der Regel sehr rasch erfolgt und diese Zeiten sind es, in denen eine ruckweise Entwicklung einsetzte. So löst sich also das vielumstrittene Problem der sprunghaften oder der stetigen Entwicklung ganz einfach und wir können das Ergebnis dieser Betrachtung in dem Satze zusammenfassen: Stetige und ruhige Steigerung der Anpassungen bis zur Erreichung eines Ausgleichszustandes zwischen Tier und Umwelt bei unverändertem Fortbestehen der äußeren Lebensbedingungen — sprunghafte, ja zuweilen sogar stürmische Umformung und Stammesentwicklung bei erzwungenem oder freiwilligem Wechsel der Lebensweise.